периода вегетации, в октябре масса фитобионтов снижается. В это время большую часть биомассы составили обитатели поверхности почвы и растительного опада.

При сравнении биомассы различных трофических группировок беспозвоночных (рис. 2) оказалось, что в апреле — мае в исследованных биотопах доминируют сапрофаги (6,4 г/м^2 — на типчаке и 7,6 г/м^2 — на ковыле, большей частью за счет дождевых червей). На ковыльниках в июне — июле биомасса фитофагов наибольшая (4,5 г/м^2, преимущественно за счет растительноядных клопов, жесткокрылых и личинок чешуекрылых), а в сентябре — октябре — зоофагов (4,4 г/м^2, главным образом за счет хищных жужелиц). На типчатнике наибольшая биомасса фитофагов отмечена в апреле — мае (2,1 г/м^2, в основном за счет личинок чешуекрылых, жесткокрылых). Некоторое различие в сроках пика биомассы фитофагов связано с разным временем колошения и вегетации типчака и ковыля волосистого. Увеличение общей массы зоофагов на ковыле «запаздывает» по сравнению с фитофагами, что соответствует общеизвестным принципам системы хищник — жертва.

Изложенные данные в какой-то степени отражают структурно-функциональную организацию исследованных экосистем, выраженную по отношению к мезофауне в чрезвычайном разнообразии составляющих ее компонентов как по таксономическому признаку, так и по принадлежности к различным трофическим и ярусным группировкам изменяющимся по сезонам года.

Веденьков Е. П. Классификация растительности заповедной степи «Аскания-Нова» // Научно-технич. бюлл. науч.-иссл. ин-та животноводства степных районов «Аскания-Нова».— Херсон, 1977.— Ч. 2.— С. 36—40.

Медведев С. И. Энтомофауна Асканийской целинной степи // Степной заповедник Чаплі, Аскания-Нова.— М.; Л. : Гос. изд-во, 1928.— С. 195—209.

Медведев С. И. Некоторые закономерности в распространении отдельных видов насекомых по основным степным ассоциациям // Тр. IV Всесоюз. съезда зоологов, анатомов и гистологов.— Киев; Харьков, 1931.— С. 52—53.

Медведев С. И. Комплексность при эколого-биоценологических исследованиях // Проблемы биоценологии.— Харьков, 1933.— Т. 1.— Вып. 1.— С. 57—69.

Медведев С. И. Жесткокрылые — Coleoptera // Животный мир СССР: зона степей.— М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1950.— Т. 3.— С. 294—317.

Медведев С. И. О сезонных аспектах энтомофауны типчаково-ковыльной степи юга Украины // Вопросы генетики и зоологии.— Харьков, 1964.— С. 79—81.

Павлова Г. Н. Изменение комплекса жужелиц южной типчаково-ковыльной степи под влиянием хозяйственной деятельности человека: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1974.— 20 с.

Павлова Г. Н. Сезонная динамика активности жужелиц (Carabidae) в южных типчаково-ковыльных степей // Фауна и экология беспозвоночных животных.— М., 1976.— Ч. 1.— С. 91—102.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР (Киев)

Получено 05.03.86

УДК 595.76

А. В. Пучков

ОСОБЕННОСТИ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАЗМЕЩЕНИЯ И ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ В АГРОЦЕНОЗЕ (НА ПРИМЕРЕ ПШЕНИЧНОГО ПОЛЯ)

Для более детального познания биоэкологии жуков, классификации их жизненных форм особое значение имеет изучение особенностей пространственной структуры комплекса видов, в частности, вертикального (ярусного) размещения насекомых. При этом целесообразно рассматривать жесткокрылых в комплексе, выделяя группы, сходные по характеру местообитания в биотопе, образу жизни и активности особей. В условиях

агроценозов подобных работ, особенно о хищных видах жуков и сапрофагах, крайне мало (Солдатова и др., 1983).

Исследования проводили на опытных и производственных посевах пшеницы Запорожской сельскохозяйственной станции и колхоза им. Кирова Белозерского р-на Херсонской обл. в 1982—1984 гг. Взрослых жуков учитывали одновременно почвенными ловушками (стеклянные банки, на 1/3 объема заполненные 4 %-м формалином), раскопками на площадках 0,0625 и 0,25 м², глубиной 10—15 см и кошением стандартным энтомологическим сачком. Всего на разных полях располагали по 20—40 ловушек, отбирали 12—18 почвенных проб и проводили 50 двойных взмахов сачком в 3—5-кратной повторности. Применение двух методов учета (ловушек и раскопок) позволило сравнить массовые и обычные виды жуков по степени их двигательной активности на поверхности почвы. Для ее оценки использовали коэффициент активности K (Kasual, 1970, Солдатова, 1982), который вычислялся по формуле $K = Q/N$, где Q — уловистость (особей на 10 ловушко-суток), N — плотность особей на 1 м²). Он отражает долю активных на поверхности почвы особей каждого вида жуков от их общей численности. По этому показателю комплекс жесткокрылых был разделен на три группы (рис. 1).

В результате изучения комплекса жесткокрылых пшеничного поля, в соответствии с вертикальным распределением и местообитанием видов (Догель, 1924; Арнольди, Арнольди, 1963; Яхонтов, 1969), жуки были отнесены к трем основным ярусам — почвенному (геобий), напочвенному (герпетобий) и надпочвенному (фитобий), в пределах которых выделено несколько групп (рис. 2).

Число видов жуков почвенного яруса не превышало 50, из которых только 12 являются массовыми и обычными. Это карапузики (*Margarinotus purpurascens, Eudiplister planulus, Gnathoncus suturifer*), пилюльщики (*Lamprobyrrhulus nitidulus*), многие пластинчатоусые (*Pleurophorus caesus*, виды родов *Aphodius, Onthophagus*), некоторые жужелицы и стафилиниды. В почвенных пробах представители геобия составляли около 30—35 %, тогда как в ловушках доля их редко превышала 5—6 % общего числа учтенных жуков (таблица). Большинство обитателей почвенного яруса являются хорошими копателями (жужелицы *Clivina collaris, Dyschirius rufipes, Broscus cephalotes*, большинство карапузи-

Численность жесткокрылых-обитателей различных ярусов пшеничного поля по данным различных методов учета (Южная степь, средние данные за 1983—1984 гг.)

Группы жесткокрылых	Численность жуков		
	почвенные пробы, экз/м²	ловушки, особей на 10 ловушко-суток	кошения, особей на 100 взмахов
I. Геобий, всего	27,4	8,6	единично
из них: стафилиниды	1,2	0,1	0,0
жужелицы	8,3	1,6	0,0
карапузики	1,9	3,6	0,0
пластинчатоусые	14,2	1,8	0,0
II. Герпетобий, всего	37,8	292,4	0,6
из них: стафилиниды	18,5	38,4	0,2
жужелицы	12,1	181,8	0,1
мертвоеды	0,0	8,2	0,0
кожееды	0,0	12,1	0,0
быстрянки	1,7	5,0	0,1
щелкуны	1,2	0,7	0,1
чернотелки	0,8	0,3	0,0
скрытники и скрытноеды	2,4	2,3	единично
III. Фитобий, всего	5,9	4,1	20,2
из них: гладыши	2,1	0,8	единично
пластинчатоусые	0,8	0,1	0,5
коровки	0,8	0,9	9,8
малашки	0,6	0,8	1,4
листоеды	0,3	0,8	7,3
долгоносики	1,2	0,4	0,2

Рис. 1. Распределение жуков на группы по показателям активности:

А — группа видов с высокой активностью ($K>2{,}0$); *С* — группа видов с низкой активностью ($<0{,}5$); *В* — виды промежуточной группы ($K=0{,}8$—$1{,}5$);

ков, пластинчатоусых, пилюльщики). Другие виды жуков-геобионтов используют для передвижения естественную скважность почвы (стафилиниды родов *Lathrobium, Leptacinus, Xantholinus,* жужелица *Tachys bistriatus)* или обитают в норах грызунов *(Taphoxenus gigas, Laemostenus terricola, Coprophilus* sp., *Philonthus scribae, Gnathoncus suturifer,* виды рода *Onthophagus).*

Среди почвенных жуков группа с низкой активностью представлена пластинчатоусыми и жужелицами *(Clivina, Dyschirius, Tachys).* Карапузики более активны и отнесены к промежуточной группе. Большинство стафилинид и некоторые жужелицы *(Broscus)* характеризуются высоким уровнем двигательной активности (рис. 1. 2).

Группа герпетобия в условиях пшеничного поля является преобладающей среди комплекса жесткокрылых и представлена 150 видами жуков, из которых более 50 относятся к массовым и обычным, т. е. почти в 2,5 раза больше, чем обитателей почвы и стеблестоя вместе взятых.

В использованных ловушках жуки-герпетобионты составляли 75,4 — 96,8 % общей численности учтенных жесткокрылых (таблица). Некоторые напочвенные жуки способны подниматься на растения, и в кошениях на долю этих видов приходилось до 5,2—6,7 % пойманных жуков (таблица). Основными представителями группы являются жужелицы, стафилиниды, мертвоеды, кожееды, быстрянки, чернотелки, скрытники, скрытноеды и некоторые долгоносики. Жуки-герпетобионты отнесены к трем подгруппам (рис. 2), при выделении которых использованы как собственные наблюдения за образом жизни и поведением жуков, дополненные литературными сведениями, так и данные различных методов учета насекомых. К подгруппе 1 относится большинство характерных для напочвенного яруса видов жуков. Основную часть жизни они проводят на поверхности почвы, способны проникать вглубь пахотного горизонта, но на растения поднимаются единично и в редких исключениях. Наиболее многочисленны виды с высокой активностью передвижения — мертвоеды *(Silpha obscura),* кожееды*(Dermestes laniarius, D. kaszabi),* некоторые быстрянки *(Anthicus hispidus)* и большинство жужелиц (виды родов *Cicindela, Calosoma, Carabus, Bembidion, Pterostichus).* Комплекс видов промежуточной группы представлен скрытниками *(Lathridius, Corticarina),* скрытноедами *(Crypthophagus, Atomaria),* некоторыми пластинчатоусыми *(Pentodon idiota),* быстрянками *(Anthicus antherinus, Formicomus pedestris),* чернотелками *(Opatrum sabulosum, Pedinus femoralis),* щелкунами *(Aelosomus rossi, Drasterius bimaculatus)* и долгоносиками *(Psalidium maxillosum,* некоторые *Otiorrhynchus).*

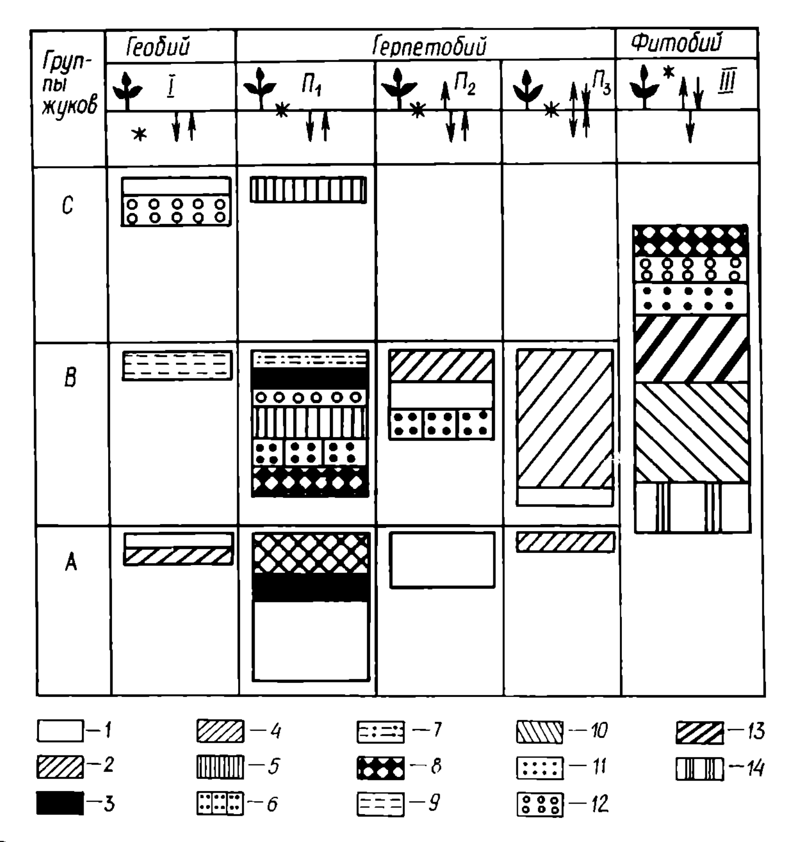


Рис. 2. Распределение жесткокрылых в зависимости от их активности и яруса биотопа (озимой пшеницы). Расположение звездочки в вертикальной графе каждой из групп указывает место, где насекомое проводит основную часть времени. Стрелки, направленные навстречу друг другу, обозначают способность зарываться или свободно двигаться вверх-вниз по скважинам почвы или по растению. Одна стрелка показывает, что жуки изредка могут подниматься на растения или проникать в почву:

1 — Carabidae; *2* — Staphylinidae; *3* — Anthicidae; *4* — Dermestidae, Silphidae; *5* — Elateridae; *6* — Tenebrionidae; *7* — Lathridiidae, Crypthophagidae; *8* — Curculionidae; *9* — Histeridae; *10* — Chrysomelidae; *11* — Phalacridae; *12* — Scarabaeidae; *13* — Coccinellidae; *14* — Malachiidae, Cantharidae; *А* — виды с низкой плотностью и высокой активностью; *С* — виды с высокой плотностью и низкой активностью; *В* — виды промежуточной группы.

Виды подгруппы 2 могут легко передвигаться по скважинам почвы, активно зарываться, а иногда и подниматься на растения. Основную часть этой подгруппы составляют жужелицы. Более высокая активность характерна для видов — *Ophonus rufipes, Harpalus distinguendus*. Промежуточную группу представляют виды родов *Anisodactylus, Amara, Acupalpus, Calathus, Trechus, Microlestes, Metabletus*, хотя в зависимости от конкретных экологических условий эти виды, особенно мелкие, могут проявлять и низкую поверхностную активность. Некоторые жужелицы, способные зарываться, обычны и на растениях, где питаются незрелыми семенами. Другие виды на полях передвигаются по скважинам почвы, а на поверхности укрываются под различными растительными остатками и комьями земли. Средний тип двигательной активности характерен также для некоторых чернотелок (*Crypticus quisquilius*) и большинства стафилинид (*Oxytelus insecatus, Heterothops dissimilis, Philonthus varius, Ph. fuscipennis*). При этом некоторые стафилиниды в отдельных случаях на полях проявляют высокую активность (особенно виды рода *Philonthus*), а на растения поднимаются обычно перед полетом.

Третья подгруппа жуков напочвенного яруса характеризуется видами, свободно проникающими не только в почву, но и заползающими

на растения. Жужелицы представлены видом *Zabrus tenebrioides*. Наиболее многочисленны стафилиниды (*Tachyporus hypnorum, Paederes fuscipes,* некоторые Aleocharinae), часто регистрируемые в стеблестное, особенно в вечернее время. Для большинства видов третьей подгруппы характерен промежуточный тип активности, реже — высокий (*P. fuscipes*) (рис. 1, 2).

На долю обитателей травостоя приходится около 50 видов жуков, из которых 13 обычны. Типичными представлениями фитобия являются листоеды (земляные блошки, пьявица), коровки (*Coccinella, Thea, Propylea, Adonia*), малашки (*Malachius, Dolichosoma*), гладыши (*Stilbus*), мягкотелки (*Cantharis*), некоторые долгоносики (*Ceuthorrynchus, Baris*) и пластинчатоусые (*Anisoplia*). В ловушках численность жуков-фитобионтов составляла 5—10 %, тогда как в кошениях, как и следовало ожидать, на долю обитателей травостоя приходилось более 90 % численности учтенных жесткокрылых (таблица). Фитобионты, основной период жизни проводя в стеблестое, на поверхности почвы встречаются при переходе с одного растения на другое, в период размножения, а также во время зимовки. Ряд видов связан с растениями пшеницы (*Anisoplia, Lema, Phyllotreta*) или присутствующими на поле сорняками (гладыши, большинство земляных блошек и долгоносиков). Другие виды жуков (коровки, малашки) поедают членистоногих, обитающих в ярусе стеблестоя.

В отношении жуков-фитобионтов коэффициент активности не рассчитывался, так как этот показатель предложен для обитателей почвенного и напочвенного ярусов. Однако, по-видимому, правомерно отождествить активность на растениях (для фитобионтов) как вертикальную с таковой в почве (для геобионтов). Учитывая это и сравнив данные учетов на площадках и в почвенных ловушках, можно выделить среди обитателей травостоя группы жуков с разным уровнем двигательной активности. Низкая активность характерна для пластинчатоусых, долгоносиков и гладышей. В ловушках эти жуки почти не отмечены, тогда как плотность их населения на пшеничном поле достигала 0,2—5,8 экз/м^2 (таблица). Остальные обитатели травостоя характеризуются промежуточным типом активности, хотя в отдельных случаях (особенно в весенний период) для некоторых земляных блошек отмечена высокая активность особей.

Разделение комплекса жуков по типу активности и ярусу обитания во многом согласуется с литературными данными о жизненных формах, экологической и поведенческой характеристике некоторых семейств жуков. Так, по классификации Шаровой (1981) жужелицы-геобионты роющие (*Clivina, Dyschirius*) и эндогеи (*Tachys*) отнесены нами к обитателям почвы с низкой двигательной активностью. Высокая активность характерна для подвижных хищников-эпигеобионтов (*Calosoma, Carabus*), подстилочно почвенных (*Pterostichus*), бегающих геобионтов (*Broscus*) и в меньшей степени некоторым миксофитофагам со скрытой способностью к зоофагии (*Ophonus, Harpalus*).

Виды с промежуточным типом активности представлены в основном гео- и стратохортобионтами (*Anisodactylus, Amara, Zabrus*) подстилочными видами (*Calathus, Trechus*) и скважниками (*Acupalpus*), чаще миксофитофагами.

Стафилиниды, отнесенные Тихомировой (1973) к группе видов, легко перемещающихся по скважинам субстрата и потерявших способность к движению по вертикальным поверхностям (Oxytelini, Quediini, Staphylinini), характеризуются средним типом активности и включены нами во вторую подгруппу герпетобия. Виды рода *Tachyporus*, мелкие Aleocharinae, способные двигаться как по скважинам почвы, так и по растениям, но не имеющие с ними специализированной связи (Тихомирова, 1973), отнесены к среднеактивным видам третьей подгруппы напочвенного яруса.

Рассматривая особенности предложенной структуры вертикального распределения жуков и уровень их двигательной активности, следует отметить, что резких различий и переходов между близкими группами комплекса не наблюдается (рис. 1). Во многом это обусловлено видовым разнообразием комплекса и широким спектром экологических реакций большинства видов жуков. Так, промежуточное положение среди типичных обитателей почвенного и напочвенного ярусов занимают некоторые карапузики и жужелица *Broscus cephalotes*, часто охотящиеся на поверхности почвы. Виды родов *Bembidion* и *Pterostichus*, отнесенные к первой группе герпетобия, по образу жизни во многом близки к представителям второй подгруппы. Некоторые стафилиниды *(Tachyporus)* в целом являясь поверхностно-подстилочными видами, обычны и на растениях. В то же время многие обитатели стеблестоя значительную часть времени проводят на поверхности почвы, что связано с суточной и сезонной активностью, биологией видов, особенностями почвы и т. п.

В соответствии с местообитанием и поведением видов их двигательная активность на поверхности почвы (горизонтальная) может переходить в активность в глубине почвы или на растениях (вертикальную). Особенно это характерно для жуков промежуточной группы В (рис. 1, 2). Многие ее представители в зависимости от ряда экологических факторов (погодные условия, характер биотопа) и особенностей развития могут проявлять как низкий, так и высокий уровни двигательной активности. Однако решение этого вопроса требует специальных разносторонних исследований, необходимых для более полной характеристики видов насекомых и биоценотических взаимоотношений энтомокомплекса полевых культур.

Арнольди К. В., Арнольди Л. В. О биоценозе, как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоол. журнал.— 1963.— **42**, № 2.— С. 161—183.

Догель В. А. Количественный анализ фауны лугов в Петергофе // Рус. зоол. журн.— 1924.— **4**, № 1/2.— С. 117—148.

Солдатова Т. А. Связь жизненных форм жужелиц с характером их активности // Формирование животн. и микробн. населения агроценозов.— М., 1982.— С. 54—56.

Солдатова Т. А., Соболева-Докучаева И. И., Черезова Л. Б. Пространственно-временная структура комплекса хищных почвенных жесткокрылых (Coleoptera, Carabidae, Staphylinidae) одного агроценоза (на примере посева кукурузы) // Фауна и экология почв. беспозвоночных Моск. обл.— М. : Наука, 1983.— С. 130—137.

Тихомирова А. Л. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид.— М. : Наука, 1973.— 191 с.

Шарова И. Х. Жизненные формы жужелиц.— М. : Наука, 1981.— 360 с.

Яхонтов В. В. Экология насекомых.— М. : Высш. шк., 1969.— 488 с.

Kasual F. K. Field studies on the life histories of Othius (Gyrohypnus auct.) punctulatus and O. myrmecophylus // Proc. R. entomol. Soc. London.— 1970.— **45**, A — 4/6.— P. 55—67.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР
(Киев)

Получено 16.04.86

ВНИМАНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ

Во 2-м томе монографии «Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений» (Киев : Урожай, 1988) на с. 574 (Содержание) вместо указанных авторов разделов «Эвритомиды» и «Торимиды» следует читать М. Д. Зерова.